This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

SCIENCE LIBRARY
QL
959
.A9

BUHR B
a39015 00004998 4b

Die

Dotterumwachsung und Embryonalanlage

vom

Gangfisch und der Äsche

im Vergleich zu denselben Vorgängen bei der Forelle.

Habilitationsarbeit

einer hohen forstlichen Abteilung der Großh. Bad. Techn. Hochschule zu Karlsruhe

zur Erlangung der „Venia legendi“ für Zoologie

vorgelegt von

Dr. Max Auerbach

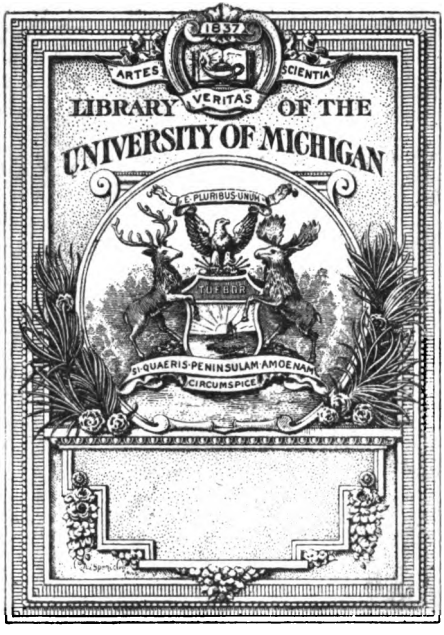
Kustos am Gr. Bad. Naturalienkabinett, zoologische Abteilung.

Karlsruhe

Druck der G. Braunschen Hofbuchdruckerei.

1904.

Digitized by Google



Digitized by Google

SCIENCE LIBRARY
QL
959
.A9

Digitized by Google

Digitized by Google

36

Die

Dotterumwachsung und Embryonalanlage

vom

Gangfisch und der Äsche

im Vergleich zu denselben Vorgängen bei der Forelle.

Habilitationsarbeit

einer hohen forstlichen Abteilung der Großh. Bad. Techn. Hochschule zu Karlsruhe

zur Erlangung der „Venia legendi" für Zoologie

vorgelegt von

Dr. Max Auerbach

Kustos am Gr. Bad. Naturalienkabinett, zoologische Abteilung.

Karlsruhe

Druck der G. Braunschen Hofbuchdruckerei.

1904.

Digitized by Google

Digitized by Google

Die Anregung zu dieser Arbeit hat Herr Hofrat Prof. Dr. O. Nüßlin gegeben, welcher sich seit einiger Zeit mit der Embryonalentwicklung von Gangfisch und Äsche beschäftigt und mir auch einen Teil seiner Objekte zur Verfügung gestellt hat.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Hofrat Nüßlin auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen, sowohl für die freundliche Überlassung seines großen Materials als auch für die vielen Unterstützungen, die er mir durch Rat und Tat hat angedeihen lassen.

Die embryonalen Vorgänge an den Eiern verschiedener Knochenfische, die sich bei der Dotterumwachsung und der Anlage des Embryo abspielen, sind schon von verschiedenen Forschern beschrieben worden. Fast alle Autoren benutzten als Untersuchungsmaterial Forelleneier; einige andere hingegen wie z. B. von Kuppfer (7), Häckel (2) und Vogt (11) stellten ihre Beobachtungen an andern Eiern an; Kuppfer an solchen von *Spinachia, Gasterosteus* und *Gobius,* Vogt an Eiern von *Coregonus palaea*; Vogt ist meines Wissens der einzige, der bis jetzt die Umwachssungsvorgänge am Coregonenei studiert hat.

Wenn die im Vorigen genannten Forscher Gelegenheit gehabt hätten, Eier der von mir untersuchten Fische zu sehen, so dürften wohl diese heutzutage die Stelle der Forelleneier einnehmen, welch letztere bis heute das klassische Untersuchungsobjekt geblieben sind. Die Vorteile der von mir untersuchten Eier liegen in der großen Klarheit und absoluten Durchsichtigkeit der Eischale, die es gestattet, sowohl am lebenden, wie auch am konservierten Material mit der größten Leichtigkeit direkt die statthabenden Veränderungen zu sehen, was bei den

147047

Rec. 16-30 K.K.T.

Digitized by Google

Forellenarten viel schwieriger ist, da hier die Eischale leicht milchig getrübt ist. Man wird ja nun zwar bei genaueren Untersuchungen am konservierten Ei stets die Eischale abpräparieren, jedoch am lebenden muß dies meist unterbleiben, und gerade hier liegt der große Vorteil der zu meinen Untersuchungen verwendeten Eier.

Bei dem jetzigen Stande der Coregonenforschung muß es angezeigt erscheinen, hier ganz kurz einige Worte über dieses Thema zu sagen. Ich stimme auf Grund eigener Anschauung vollkommen mit den Ansichten Nüßlins (18, 19, 20 und 21) überein, daß der Gangfisch eine besondere Art sei und benenne ihn im Gegensatze zu Klunzinger (15, 16, 17) und Fatio (13, 14) *Coregonus macrophthalmus* Nüßl. Allein schon durch den Vergleich der Eier dieses Fisches mit denen des Blaufelchens (*Coregonus wartmanni*) muß man zu der Überzeugung gelangen, daß man es mit zwei verschiedenen Tieren zu tun hat; denn obgleich der Gangfisch kleiner ist als der Blaufelchen, so sind seine Eier doch größer, und ferner ist die Eischale bei ihm durchaus klar und durchsichtig, während sie beim Blaufelchen milchig getrübt ist. Hierzu kommen dann noch deutliche Unterschiede in der Größe der Augen und der Zahl der Reussenzähne, so daß es eigentlich unbegreiflich erscheint, daß immer noch Nüßlins genaue und langjährige Untersuchungen und Erfahrungen angegriffen werden. Es wäre wohl angebrachter, wenn auf anderen Gebieten der systematischen Zoologie einem allzu starken in die Saat schießen neuer Arten etwas gesteuert würde, denn dort stehen die neuen Artdiagnosen sehr oft auf recht schwachen Füßen. Unumstößliche Tatsache ist es, daß sowohl embryologisch, anatomisch und biologisch Gangfisch und Blaufelchen stark voneinander abweichen, und wohl beide Anspruch auf eine besondere Art machen können.

Die Eier aller von mir untersuchten Fische stammen aus dem Bodensee. Bekanntlich ist der Gangfisch ein Winterlaicher, und seine Laichzeit fällt in die Monate November und Dezember. Mein konserviertes Material des Gangfisches stammt aus den Jahren 1902 und 1903. Die abzustreifenden Tiere wurden in einem Brunnentroge des Hotel Adler in Ermatingen gehalten, und nach Bedarf die künstliche Befruchtung vorgenommen.

Im Gegensatze zum Gangfisch laicht dagegen die Äsche *(Thymallus vulgaris)* im Frühjahr (März und April). Auch diese

Digitized by Google

Eier erhielt ich am Bodensee im Frühjahr 1903, und zwar größtenteils von Fischen aus dem Untersee. Es dürfte von Interesse sein, zu vernehmen, daß die Fischer einen Unterschied der Eier der im See laichenden Äschen und der im Rhein bei Stein laichenden machen. Ich konnte mich selbst von der Richtigkeit dieser Aussage überzeugen. Die Eier aus dem See sind deutlich kleiner wie die aus dem Rhein, und ferner haben die Ölkugeln der Rheineier eine schön tief orangerote Färbung, während die aus dem See mehr gelblich sind. Es liegt mir auch je ein laichreifes Pärchen aus See und Rhein vor, und da zeigen sich erstere bedeutend größer als letztere. Ich wage natürlich nicht, aus diesen wenigen Angaben und den wenigen untersuchten Exemplaren schon Schlüsse zu ziehen. Merkwürdig bleibt der Unterschied in der Größe der Eier und derjenigen der Fische aber doch. Ob die hier angegebenen Unterschiede auch bei Untersuchung eines umfangreichen Materials noch bestehen bleiben, und ob vielleicht die Strömungsverhältnisse in ihrer Hervorbringung eine Rolle spielen, soll bei einer später erfolgenden eingehenden Untersuchung zu erforschen gesucht werden.

Die Konservierung des Materials erfolgte in sehr verschiedener Weise. Ein großer Teil der Gangfischeier wurde in Pikrinsäure-Sublimat für 2 Stunden eingelegt, dann für 2 bis 3 Stunden direkt in Formol-Pikrinsäure übertragen und endlich in Formol von 5 Proz. aufbewahrt. Die Resultate dieser Behandlung waren sehr befriedigend, und besonders schön stellte sich bei Schnitten später die Protoplasmastruktur in den ersten Furchungsstadien dar, während sich hier die Kerne nicht gut färbten.

Andere Eier wurden nur in Formol-Pikrinsäure fixiert und nach 2 bis 3 Stunden in Formol von 5 Proz. übertragen.

Sehr geeignet für die Totaluntersuchung bei Äschen erwies sich eine Fixierung in Sublimat-Eisessig oder 5 prozentiger Salpetersäure (nach 10 bis 15 Minuten Übertragung in Formol 5 Proz.), da sich die rein weiße Embryonalanlage und der Randwulst sehr klar von dem Untergrunde abhoben. Auch für histologische Untersuchungen sind beide Methoden gut zu gebrauchen. Es bedarf wohl keiner besonderen Erwähnung, daß die in Sublimat fixierten Eier nach dem Schneiden mit Jodalkohol ausgezogen wurden.

Digitized by Google

Die beste Fixierung aber, besonders zum Studium des Oberflächenbildes und der Kernteilung scheint doch die alte Flemmingsche Lösung zu sein. Ich wandte dieselbe beim Gangfisch zuerst in verschiedener Stärke und während verschieden langer Dauer an. Am besten eignet sich nach meinen Erfahrungen für das Gangfischei eine Lösung, die mit dem gleichen Volumen destillierten Wassers oder mehr verdünnt ist. Diese verdünnte Lösung lasse ich $^1/_2$ bis 1 Stunde einwirken und wasche dann sehr sorgfältig in destilliertem Wasser aus. Hierauf kommen die Eier zum Aufheben direkt in 5 proz. Formol.

Bei dieser Behandlung läßt sich später die Keimscheibe äußerst leicht vom Dotter loslösen. Das Oberflächenbild ist ein sehr deutliches so kann man z. B. auch noch bei älteren Furchungsstadien (etwa 24 Stunden nach der Befruchtung) noch ganz deutlich an der Oberfläche die einzelnen Zellgrenzen sehen, was bei anderen Fixierungsmitteln bei weitem nicht in dem Maße möglich war. Ebenso kommen erst nach der Fixierung in Flemmingscher Lösung die späteren Furchen- und Hügelbildungen des Embryonalschildes deutlich zur Anschauung, während seine Oberfläche bei anderen Konservierungsmethoden vollkommen glatt und eben erscheint.

Der Feinheit der Fixierung schadet die direkte Überführung in Formol durchaus nicht. Schnitte durch 24 Stunden alte Keimscheiben, die mit Haematoxylin gefärbt wurden, zeigten Kernteilungsbilder, wie sie schöner wohl kaum hergestellt werden können. Die Aufbewahrung in Formol ist deshalb geboten, weil bei Eiern, die einige Zeit in Alkohol gewesen sind, sich später die Keimscheibe nicht mehr gut lösen läßt.

Von Färbungen wandte ich die gewöhnliche Haematoxylinfärbung, die Bendasche Eisenhaematoxylinmethode und alkoholisches Boraxcarmin an.

Zur Darstellung der Olkugeln bewährte sich Sudan III vorzüglich.

A. Umwachsung des Gangfischeies.

Die Größe des Eies vom Gangfisch beträgt 24 Stunden nach der Befruchtung etwa 3 mm. Die Eischale ist vollkommen klar und durchsichtig, so daß am lebenden Objekte ohne Weiteres

Digitized by Google

alle äußeren statthabenden Vorgänge sehr klar und deutlich gesehen werden können.

Da, wie wir ja schon früher gesehen haben, die Gangfische Winterlaicher sind, und folglich die Temperatur des Wassers, in dem die Eier sich entwickeln, eine niedrige ist, so ist es klar, daß die Entwicklung dieser Tiere im Vergleich zu der anderer Fische eine sehr langsame sein muß.

Nach der Befruchtung und nachdem das Ei im Wasser gequollen ist, sieht man die Keimscheibe am oberen Eipole liegen; ihre Konturen sind noch nicht scharf begrenzt. Die Ölkugeln sind ziemlich regelmäßig über die ganze Oberfläche des Dotters verteilt. Diese Ölkugeln beginnen nun alle, gegen den oberen Pol des Eies hinzuwandern und sich unter die Keimscheibe zu lagern. Nach etwa 10 bis 15 Stunden nach der Befruchtung, bei + 7° C, tritt in der Keimscheibe die erste Furche auf, so daß dieselbe nun aus zwei Zellen besteht. Etwa nach 3 weiteren Stunden sehen wir senkrecht auf der ersten Furche eine zweite auftreten, so daß wir nun im ganzen vier Zellen haben; diese Teilung geht nun nach den bekannten Regeln weiter; eine 20 Stunden alte Keimscheibe bestand aus 12 Zellen. Diese Zellteilungen sind am lebenden Ei mit der Lupe sehr schön zu sehen; die Keimscheibe wölbt sich in diesen Stadien hoch über die Dotterkugel vor. Ist die Zellteilung so weit gediehen, daß wir wegen der großen Zahl der neugebildeten Zellen und wegen ihrer Kleinheit die einzelnen nicht mehr unterscheiden können, so ähnelt die Keimscheibe in ihrem Aussehen wieder dem Zustande, den sie vor der Furchung einnahm, nur wölbt sie sich stärker von der Dotterkugel ab, und diese Wölbung nimmt eine Zeitlang immer an Stärke zu. In einer untersuchten Serie erreichte sie ihr Maximum nach etwa 72 Stunden.

Nun aber beginnt die Keimscheibe, die Dotterkugel zu umwachsen und sich mit fortschreitender Umwachsung wieder abzuflachen. Es treten jetzt die Erscheinungen auf, die unser Hauptaugenmerk in Anspruch nehmen sollen.

Die ersten Stadien der Umwachsung verlaufen im Wesentlichen gleich wie bei der Forelle, d. h. die Keimscheibe flacht sich ab, und ihre zentralen Partien werden allmählich immer dünner, während die Randteile sich ringsherum verdicken und so den bekannten Randwulst bilden. Die erste schwache Andeutung

Digitized by Google

dieses Randwulstes finde ich etwa in einem Alter von 160 bis 170 Stunden, d. h. zu einem Zeitpunkte, wo etwas weniger als $^1/_4$ der ganzen Dotterkugel umwachsen ist. Er ist hier aber noch sehr undeutlich und verliert sich ganz allmählich in die nach innen gelegenen Partien. Einige Zeit später (etwa 180 bis 185 St.), nachdem die Dotterkugel etwa $^1/_4$ umwachsen ist, differenziert sich der Randwulst nach und nach deutlicher, die eine Seite desselben ragt bedeutend weiter gegen den Pol zu vor, und an ihrem unteren Rande kann man eine ganz schwach ausgebildete knopfartige Verdickung wahrnehmen, die aber niemals den Rand nach unten zu überragt; die ganze Anlage ist der bekannte Embryonalschild.

Zu gleicher Zeit mit der Anlage dieses Embryonalschildes tritt an der gegenüberliegenden Seite eine Bildung auf, die schon Vogt (11) am Ei von *Coregonus palaea* beschrieb, nämlich eine deutliche Blase. Vogt nannte sie „Vessie vitellaire", eine Bezeichnung, die nicht recht passend gewählt ist, da leicht eine Verwechslung mit der Dotterkugel möglich ist. Diese Blase, auf deren Natur wir später näher eingehen wollen, stellt sich in ihren ersten Anfängen als etwas erweiterter Raum unter der Keimscheibe dar und scheint die Oberfläche des Dotters etwas einzudrücken. Sie variiert in ihrer Größe und Ausdehnung bei den einzelnen Eiern ziemlich stark, tritt aber konstant auf und ist auch am konservierten Ei noch deutlich zu sehen. Mit fortschreitender Umwachsung nimmt sie an Mächtigkeit zu und kann sich sehr stark über die Oberfläche vorwölben. Vor Schluß des Dotterloches aber verschwindet sie meistens, und wenn die Umwachsung vollendet ist, ist sie meist nicht mehr zu sehen.

Kehren wir nun zur Betrachtung des Randwulstes und des Embryonalschildes zurück. Beide sind nach und nach immer weiter über die Dotterkugel vorgerückt und letzterer hebt sich nunmehr deutlich vom Randwulste ab und wölbt sich weit gegen den oberen Eipol hin vor. Es scheint, daß beide Gebilde einen starken Druck auf die Dotterkugel ausüben, denn auf Längsschnitten durch ganze Eier scheinen sie den unter ihnen liegenden Dotter stark einzuschnüren. Dies gilt nicht nur für konserviertes Material; wir werden vielmehr später sehen, daß auch an lebenden Eiern ein solcher Druck auf den Dotter zu erkennen ist.

Digitized by Google

Ein Studium der Oberflächenbilder des Gangfischembryonalschildes war mir nur an in Flemmingscher Lösung fixiertem Material möglich. Wie schon erwähnt, zeigt sich nach den anderen Fixierungsarten z. B. Sublimat-Eisessig die Oberfläche ohne Differenzierung, und erst auf viel späteren Stadien läßt sich eine solche erkennen. Diese Beobachtung zeigt recht deutlich, wie vorsichtig man in der Beschreibung der äußeren Erscheinungen bei Fischeiern sein muß, da man je nach Anwendung verschiedener Methoden zu außerordentlich verschiedenen Resultaten kommen kann.

Bei etwa halber Dotterumwachsung nun ist der Embryonalschild noch ohne Furchen, Fig. 3, zeigt jedoch an seinem hintern Ende die Andeutung des Knopfes. Bald darauf jedoch finden wir schon die ersten Anlagen des Vorder- und Hinterhirnes, d. h. der Embryo zeigt genau das Bild, wie es Kopsch in seiner Fig. 5 für die Forelle gibt; nur den Knopf konnte ich auf diesem Stadium nicht deutlich sehen, vielmehr schien es mir, als ob der hintere Teil des Embryonalschildes schwach gegabelt wäre, Fig. 1; jedoch weist ja schon Kopsch auf ähnliches Vorkommen hin und erklärt diese Erscheinung durch die Art des Lichteinfalles und die Kernstellung im Innern der Embryonalanlage.

Etwas ältere Stadien (noch nicht ganz $^3/_4$ der Dotterumwachsung) entsprechen Bildern, die zwischen Fig. 5 und Fig. 6 von Kopsch liegen; jedoch erscheint die Gegend des Nachhirnes hier sowohl wie auch in den folgenden Stadien viel weiter ausgebuchtet, und über den größten Teil der Anlage zieht eine breite, seichte Furche. (Fig. 4.)

Nun erfolgt die immer weiter gehende Streckung der Embryonalanlage. Die erste Andeutung der Augenblasen ist zu sehen, wenn der Dotter etwas mehr als zu drei Vierteln umwachsen ist.

Fig. 5 gibt uns ein Bild eines Stadiums von 223 Stunden; der Verschluss des Dotterloches wird bald beginnen. Der Dotter ragt hoch aus dem noch offenen Teile heraus. Diese Bilder sind nicht etwa durch die Fixierung erzeugt; man kann sie vielmehr am lebenden Eie auch sehr deutlich sehen. Es scheint, als ob auch diese Erscheinung durch einen starken Druck der ganzen Embryonalanlage und des Randwulstes hervorgerufen würde. Ähnliche Verhältnisse haben wir ja auch schon weiter oben erwähnt. Es wäre auch möglich, daß auf diesen Druck die große

Digitized by Google

Empfindlichkeit der Eier zu jener Periode zurückzuführen sei. Auch bei den Forelleneiern fällt die Zeit des größten Sterbens etwa mit dem Verschlusse des Dotterloches zusammen.

Das Aussehen der Embryonalanlage hat sich wesentlich verändert. Die Augenblasen setzen sich sehr deutlich ab; zwischen ihnen liegt das Vorderhirn. Auf allen Gehirnabschnitten zeigen sich noch flache aber breite Furchen, die untereinander zusammenhängen und sich nach hinten auf das Rückenmark fortsetzen. An diesem Stadium konnte ich auch zum erstenmale die Anlage der Urwirbel sehen, allerdings nur andeutungsweise, und es war mir nicht möglich, dieselben zu zählen.

Das letzte zu beschreibende Stadium endlich, nämlich den Verschluss des Dotterloches gibt Fig. 6. Wir sehen hier, daß die Furche auf dem Vorderhirn verschwunden ist, und daß diejenige des Rückenmarkes von der der davorliegenden Gehirnabschnitte getrennt ist. Die Augenblasen sind groß und deutlich; ebenso die Urwirbel.

Es wäre hier noch der Ort, mit einigen Worten der Ölkugeln zu gedenken. Wir sahen, daß dieselben sich zu Beginn der Furchung fast alle am oberen Pole ansammelten. Mit fortschreitender Umwachsung nun rücken sie wieder mit über den Dotter vor. Ganz besonders starke Anhäufungen von ihnen finden sich unter und um den Embryonalschild, so daß dieser sozusagen in einem Bette von Ölkugeln liegt.

B. Die Umwachsung des Äscheneies.

Für fischembryologische Untersuchungen dürften sich wohl die Äscheneier am meisten empfehlen. Erstens haben sie eine ganz bedeutende Größe, etwa 3,5 bis 4 mm, zweitens ist ihre Schale vollkommen durchsichtig, und drittens befindet sich zwischen Schale und Ei ein sehr großer Zwischenraum, der bei großer Zartheit der Eischale eine außerordentlich schnelle und leichte Entfernung derselben gestattet und eine Beschädigung des Eies fast ganz ausschließt.

Wie schon gesagt, sind die Äschen Frühjahrslaicher (März und April), und da zu dieser Zeit die Wassertemperatur an den Ufern, wo die Fische ihren Laich absetzen, bereits ziemlich höher ist wie zur Laichzeit des Gangfisches (November, Dezember), so

Digitized by Google

ist es leicht erklärlich, wenn die Dotterumwachsung dementsprechend schneller vor sich geht.

Die Temperatur, bei der mein Material sich entwickelte, betrug etwa + 10 bis 12° C.

Die ersten Stadien der Entwicklung gehen fast ebenso von statten, wie sie schon beim Gangfisch beschrieben wurden. Die erste Furche tritt etwa nach 6 bis 7 Stunden auf; die zweite dazu senkrecht stehende nach 8 Stunden. Der weitere Verlauf der Furchung scheint nun ein sehr unregelmäßiger zu sein. Die Figuren 7, 8, 9a und 9b geben ein Bild hiervon. Im einen Falle sehen wir sehr schön regelmäßig 8 Zellen auftreten; der zweite Fall (Fig. 8) zeigt uns ebenfalls 8 Zellen, jedoch nicht in der regelmäßigen Anordnung wie beim Vorigen; in Fig. 9a und 9b endlich sehen wir nur vier Zellen, von denen zwei kleinere in der Mitte liegen, und denen sich rechts und links je eine größere anschließt; an diesen beiden größeren Zellen nun sehen wir wieder je eine beginnende Furche, so daß wir nach vollendeter Teilung dann im Ganzen sechs Zellen bekämen. Dies würde den Angaben Vogts für *Coregonus palaea* entsprechen, bei der er auch nach dem Vierzellenstadium sechs Zellen auftreten sah. Diese Unregelmäßigkeiten dürfen wohl nicht als für die Weiterentwicklung von Einfluß aufgefaßt werden, da ich eine Anzahl willkürlich ausgewählter Eier untersuchte und immer diese Unregelmäßigkeit wieder antraf. Die späteren Stadien zeigten sich alle als normal, was doch wohl nicht möglich gewesen sein könnte, wenn eine solche Unregelmäßigkeit in der Furchung von Einfluß wäre.

Nach beendeter Furchung wölbt sich, wie beim Gangfisch, die Keimscheibe stark von der Dotterkugel ab und erreicht das Maximum ihrer Höhe etwa in einem Alter von 48 Stunden; hierauf verflacht sie sich wieder allmählich, und es treten nun die Differenzierungen ein, die zur Bildung des Embryonalschildes und des Randwulstes führen. Die ersten Andeutungen desselben erscheinen etwa in der 56. bis 58. Stunde; es zeigte sich hier besonders deutlich, daß eine Stelle des Randwulstes gleich von Anfang an merklich verdickt ist, und daß dann aus dieser Verdickung der Embryonalschild hervorgeht. Auch die Anlage des „Knopfes“ (Kopsch) ist deutlich zu sehen (Fig. 10a und 10b).

Wenn der Dotter etwa ein Viertel umwachsen ist, so zeigen

Digitized by Google

sich am Embryonalschild die ersten Differenzierungen; es entsteht in seinem Innern eine Bildung, die wir als tulpenartig beschreiben können; das Alter des Eies ist etwa 75 Stunden. Zwei Stunden später hat sich das Aussehen schon wesentlich geändert. Der im Embryonalschild sich bildende Embryo hat jetzt ungefähr die Gestalt eines Tennisrackets, und in seinem vorderen Teile nehmen wir eine breite, seichte Furche wahr. Etwas mehr als ein Drittel des Dotters ist umwachsen. Wenn man nur das Oberflächenbild berücksichtigt, so stimmt die Anlage genau mit dem von Kopsch in seiner Fig. 5 abgebildeten Stadium überein. In Fig. 11 geben wir das 77 Stunden alte Ei einer Äsche, das dieses Bild zeigt, wieder.

Mit etwa 85 Stunden ist die Umwachsung fast zur Hälfte gediehen, und die Embryonalanlage zeigt weitere Veränderungen. Die ganze Anlage hat sich in die Länge gestreckt; die im vorigen Stadium beschriebene seichte Furche ist weiter ausgewachsen, hat sich vertieft und geht weit nach hinten, wie es Fig. 12a und 12b zeigt. In diesem Stadium fällt uns auch zum ersten Male das Auftreten jener schon beim Gangfisch beschriebenen Blase auf, die besonders schön bei einem 93stündigen Embryo zu sehen ist. (Fig. 13a).

Das Längenwachstum des Embryo nimmt nun mit fortschreitender Umwachsung immer zu, und Hand in Hand hiermit sehen wir auch weitere Veränderungen auftreten.

So erscheinen in einem Alter von etwa 93 Stunden, wenn der Dotter ungefähr drei Viertel umwachsen ist, die ersten Ausstülpungen der Augenblasen; kurz vor diesem Stadium sind auch die früher zum Teil sehr tiefen und deutlichen Furchen verschwunden, und es bleiben nur noch schwache Andeutungen derselben zurück.

Der Beginn des Dotterlochverschlusses fällt etwa in das Alter von 105 Stunden. Zu dieser Zeit ist der Embryo schon weit entwickelt. Am Kopfe können wir deutlich die vier Hirnblasen unterscheiden, und die Entwicklung der Augen ist schon viel weiter gediehen als im vorigen Stadium. Die Figuren 14a und 14b zeigen den Embryo in verschiedenen Ansichten.

Ein Bild eines Eies gerade bei Verschluß des Dotterloches gibt Fig. 15a und 15b.

Digitized by Google

Wir haben nun in kurzen Zügen die Art der Dotterumwachsung bei Gangfisch und Äsche kennen gelernt und sind an Hand der gemachten Mitteilungen und der gegebenen Zeichnungen in die Lage versetzt, die statthabenden Vorgänge bei beiden Fischen sowohl unter sich als dann auch mit den Erscheinungen bei der Dotterumwachsung der Forelle zu vergleichen.

Meine eigenen Präparate des letzteren Fisches stammen von der Regenbogenforelle *(Trutta iridea)* aus der Fischzuchtanstalt des Herrn Dill bei Heidelberg. Jedoch findet man in der Literatur genügend Angaben über die Entwicklung dieser Fische, so daß es unnötig ist, die Umwachsungsvorgänge derselben hier nochmals zu schildern. Wir können vielmehr direkt zum Vergleiche übergehen.

Vorausschicken möchte ich nur noch, daß ich als Vergleichsbilder der Forelle lediglich die Figuren aus Kopschs neuester Arbeit herbeiziehe, da dieselben am besten mit meinen Ergebnissen übereinstimmen.

C. Vergleich der Dotterumwachsung bei Gangfisch, Äsche und Forelle.

Ein großer Unterschied in der Art der Umwachsung zwischen Gangfisch und Forelle wird wohl jedem, der die Vorgänge bei letzterer kennt, sofort aufgefallen sein. Die Verschiedenheiten beruhen im Wesentlichen auf Differenzen in der zeitlichen Ausbildung des Embryo und im Embryonalschild, und dann im Auftreten der schon früher erwähnten Blase beim Gangfisch und, wie es nach Vogts und Nüßlins Untersuchungen wahrscheinlich zu sein scheint, überhaupt bei den Coregonen. Ersterer beschreibt die Blase am Ei von *Coregonus palaea*, letzterer hat sie an demjenigen von *Coregonus fera* beobachtet.

Wir werden die besten Anschauungen gewinnen, wenn wir hier immer die gleichen Stadien aller drei Fische nebeneinander stellen und die ins Auge fallenden Unterschiede betrachten. Unter solch gleichen Stadien möchte ich hier nicht etwa die verstehen, bei denen der Embryo gleich weit entwickelt ist, oder die gleich alt sind, sondern vielmehr die Übereinstimmung im Fortschritte der Umwachsung, z. B. den Zustand, wenn bei allen Dreien die Dotterkugel etwa ein Viertel umwachsen ist etc. Auf diese Art

Digitized by Google

erhalten wir am besten eine Einsicht in die Verschiedenheit der Entwicklung der drei in Frage kommenden Fische.

Nehmen wir gleich als erstes Vergleichsstadium dasjenige, bei dem die Dotterkugel etwa zum vierten Teile von der sich ausbreitenden Keimscheibe umwachsen ist. Bei allen drei Eiern bemerken wir, daß sich hier schon ganz deutlich ein Randwulst differenziert hat, und daß die erste äußerlich sichtbare Anlage als „Embryonalschild" überall vorhanden ist. (Fig. 16, Fig. 10b und Fig. 4 von Kopsch.*) Zwischen Gangfisch und Äsche bemerken wir äußerlich keinen großen Unterschied in der Entwicklung. Bei beiden ist der Embryonalschild noch klein und wölbt sich wenig gegen den oberen Eipol vor; jedoch beim abgebildeten Gangfischei ist die Umwachsung schon etwas weiter gediehen wie bei der Äsche und trotzdem erscheint auf Seitenansichten der Embryonalschild im Verhältnis kleiner wie bei der Äsche. Bei der Forelle hingegen wölbt sich der Embryonalschild als massige Anlage schon ziemlich weit aus dem Bereiche des Randwulstes hervor und zeigt an seiner Oberfläche eine hufeisenförmige Bildung, aus der sich später Vorder- und Hinterhirn entwickelt.

Von einer Blase ist bei keinem Eie etwas zu sehen, doch muß ich erwähnen, daß dieselbe beim Gangfische schon bei ganz wenig älteren Eiern auftritt und von da ab immer deutlich zu sehen ist.

Um nicht zu weitläufig zu werden, wollen wir nun gleich einen größeren Sprung machen und ein Stadium ins Auge fassen, bei dem die Dotterumwachsung etwa zur Hälfte gediehen ist. (Fig. 2, Fig. 12a und 12b, Fig. 7 von Kopsch.)

Beim Gangfische fällt uns zunächst auf, daß der jetzt mächtig entwickelte Embryonalschild in seinem mittleren Teile eine starke Knickung erfährt, anstatt sich, wie bei den beiden anderen Fischen in schönem Bogen dem Dotter anzulegen; die Abknickungsstelle entspricht der Lage der Hinterhirnanlage; der abgeknickte

---

* Bei den meisten der von Kopsch gegebenen Figuren ist nur der Embryonalschild und die nächstgelegenen Teile des Randwulstes dargestellt. Daher läßt sich bei vielen seiner Abbildungen der Fortschritt der Umwachsung über die Dotterkugel nicht mit Sicherheit feststellen. Der Embryonalschild muß jedoch, wenn wir die einzelnen Figuren mit einander vergleichen, etwa das Aussehen der Fig. 4 oder eines Stadiums zwischen Fig. 3 und 4 haben.

Digitized by Google

Embryonalschild bietet ein ähnliches Bild, wie es Kuppfer am Ei von *Gobius* beschrieben hat. Kuppfer bezeichnet diese Stelle als „Kopfhöcker". Ferner bemerkt man am Gangfischei, daß der Dotter am Rande vom Randwulst stark eingeschnürt wird. Präpariert man am fixierten Ei den Randwulst los, so zeigt sich diese Einschnürung besonders deutlich. Des weiteren erkennen wir die fragliche Blase, die dem Embryonalschilde gegenüberliegt. Das Oberflächenbild dieses Stadiums gibt Fig. 1 wieder. Wir erkennen, daß dasselbe mit der Fig. 4 von Kopsch übereinstimmt.

Ein Blick auf Fig. 12a und 12b, die ein gleiches Umwachsungsstadium der Äsche darstellen, zeigt uns einen deutlichen Unterschied. Die Vorwölbung des Embryonalschildes gegen den oberen Eipol reicht weiter als beim Gangfisch; ferner ist das Oberflächenbild schon ein ganz anderes geworden; besonders hat sich die ganze Embryonalanlage in die Länge gestreckt. Wenn wir die breiten Furchen unserer Abbildung nur als schmale Striche zeichnen würden, so würde sich etwa ein Stadium zwischen Fig. 5 und Fig. 6 von Kopsch ergeben; wir können also annehmen, daß die Äsche bei halber Dotterumwachsung etwa auf diesem Stadium angelangt ist. Hinzufügen müssen wir noch, daß an diesen Eiern deutlich eine Blase zu sehen ist. Dieselbe ist nur auf der Figur nicht zu erkennen, weil sie auf der der Embryonalanlage entgegengesetzten Seite liegt.

Welch großer Abstand zwischen den beiden vorgenannten Fischen und der Forelle in diesem Entwicklungsstadium liegt, zeigt Fig. 7 von Kopsch. Die Umwachsung scheint hier nicht mehr oder doch nur wenig weiter vorgerückt zu sein wie bei Gangfisch und Äsche, und doch ist der Embryo schon viel höher organisiert. Neben den hoch entwickelten Anlagen des Gehirns und des Rückenmarkes bemerken wir auch schon deutlich die Augenblasen. Von einer Blase wie bei den anderen beiden Fischen ist hier nichts zu sehen und auch bei anderen Forschern nichts erwähnt.

Betrachten wir nun ein Gangfischei, bei dem die Umwachsung schon drei Viertel der Dotterkugel erreicht hat. Wir sehen, daß der Embryonalschild stark in die Länge gezogen ist, und sein Oberflächenbild etwa in der Mitte zwischen den Figuren 5 und 6 von Kopsch steht. (Fig. 4.) Die Bildungen dieser Entwicklungs-

Digitized by Google

stufe sind übrigens sehr verschieden, jedoch tritt das in Fig. 4 abgebildete Stadium ziemlich häufig auf.

Die gleiche Umwachsungsstufe bei der Äsche ist bei den meisten Eiern schon weiter fortgeschritten, indem sich bei vielen schon die Augenblasen erkennen lassen. Andere hingegen, wie z. B. Fig. 13b, entsprechen fast genau der Fig. 6 von Kopsch sind also in ihrer Entwicklung auch schon weiter fortgeschritten wie das gleiche Umwachsungsstadium des Gangfisches.

Die entsprechende Entwicklungsstufe der Forelle zeigt eine weitere Ausbildung des vorher bei ihr beschriebenen Bildes. Die einzelnen Gehirnabschnitte sind jetzt ganz deutlich ausgeprägt; die Augenblasen sind größer geworden. In beiden Seiten des Rückenmarkes lassen sich deutlich je elf Urwirbel erkennen. (Fig. 8a von Kopsch.)

Zum Schlusse unseres Vergleiches wollen wir nun noch Stadien heranziehen, die zur Zeit des Verschlusses des Dotterloches konserviert wurden.

Beim Gangfische fällt uns zunächst auf, daß seine Entwicklung zu dieser Zeit im Vergleiche zu der bei drei Viertel Umwachsung verhältnismäßig rasch vor sich gegangen ist. Wir geben hier zwei Bilder wieder (Fig. 5 und 6), von denen das eine noch einen starken Dotterpfropf erkennen läßt. An diesem Ei sehen wir deutlich die Augenanlagen, das Nervensystem und eine Reihe von Urwirbeln. Das etwas weiter vorgeschrittene Stadium zeigt als Hauptfortschritt, daß die Furche auf dem Vorderhirn verschwunden ist, und sich diejenige des Rückenmarkes von der auf Mittel- und Hinterhirn getrennt hat.

Bei der Äsche sind keine deutlichen Furchen auf den verschiedenen Abteilungen des Nervensystems zu erkennen. (Fig. 14a und 14b.) Sie nähert sich in diesem Stadium im Gegensatze zu dem bisher Gefundenen bedeutend mehr der Forelle als dem Gangfische; allein dies ist auch begreiflich, da ja auch jener jetzt der Forelle bedeutend ähnlicher ist wie in früheren Entwicklungsperioden. Es scheint eben, als ob alle drei Fische zur Zeit des Dotterlochverschlusses in ihrer Entwicklung im Großen und Ganzen gleich weit vorgeschritten wären. In diesem Falle müßte sich der Gangfisch, wenn wir nur die Form und die Stadien der Umwachsung nicht aber die Zeit berücksichtigen, am schnellsten entwickeln, da eine Differenzierung seines Embryonalschildes erst

Digitized by Google

bei halber Dotterumwachsung beginnt, während die gleichen Vorgänge bei der Äsche schon bedeutend früher und noch viel früher bei der Forelle eintreten.

In Bezug auf die Entwicklung der Forelle in diesem Stadium verweise ich auf Fig. 10 und 10a von Kopsch.

Die vorausgehenden kurzen Angaben haben uns gezeigt, in welcher Weise sich die äußere Anlage des Embryonalschildes und seine Oberflächenbilder zu verschiedenen Zeiten der Dotterumwachsung bei den drei Fischen verhält und unterscheidet. Es dürfte nun wohl noch von Interesse sein, zu erfahren, wie sich die hier geschilderten Stadien auf Schnitten verhalten, oder mit anderen Worten, ob auch der mikroskopische Bau der Embryonalanlagen gleiche Verschiedenheiten zeigt, wie die äußere Betrachtung sie bietet.

Dem Vergleiche zwischen den mikroskopischen Bildern von Gangfisch, Äsche und Forelle lege ich die Abbildungen von Öllacher zugrunde, denn es wird sich zeigen, daß die innere Gestaltung bei allen drei Fischen nach dem gleichen Bauplane vor sich geht und nur zeitliche Unterschiede in der Entwicklung gefunden werden können.

Es ist hier natürlich nicht möglich, die verschiedenen Entwicklungsstadien mit der gleichen Ausführlichkeit zu behandeln, wie Öllacher es tut. Wir geben im Folgenden nur je einen typischen Schnitt wieder, der beim Vergleiche mit den entsprechenden Öllacherschen Figuren eine genügende Vorstellung über die innere Differenzierung gewähren wird.

Fig. 21 zeigt uns einen Querschnitt durch die mittleren Partien eines Gangfischembryonalschildes bei ein Viertel Dotterumwachsung. Unsere Fig. 16 gibt ein Totalbild dieses Stadiums wieder. Wir erkennen, daß eine Spaltung in die drei primären Keimblätter noch nicht stattgefunden hat, daß vielmehr mit Ausnahme der äußeren Deckschicht (Hornblatt von Öllacher) alle unter demselben gelegenen Zellen noch ganz gleichartig sind. Die Figuren I von Ollacher entsprechen diesem Bilde fast ganz genau.

Das gleiche Umwachsungsstadium der Äsche, entsprechend unserer Fig. 10, ist in seiner Differenzierung schon etwas weiter gediehen. Die Schnitte gleichen denjenigen des Gangfisches bei halber Umwachsung Fig. 22. Außer dem Hornblatt haben jetzt

Digitized by Google

schon weitere Spaltungen in den unter demselben liegenden Zellmassen stattgefunden; so können wir deutlich zwei verschiedene scharf von einander getrennte Schichten unterscheiden, deren obere das Sinnesblatt von Öllacher repräsentiert, während die untere später das Ento- und Mesoderm aus sich hervorgehen läßt. (Vgl. Fig. II 2 von Öllacher.)

Als Vergleichsobjekt der Forelle wählten wir bei der makroskopischen Betrachtung der Umwachsungsvorgänge die Fig. 4 von Kopsch. Diese entspricht nun in ihrer inneren Differenzierung den Fig. VI von Öllacher und zeigt sich also auch in Bezug auf ihren mikroskopischen Bau als viel weiter entwickelt wie Gangfisch und Äsche. Außer den drei primären Keimblättern können wir hier schon deutlich den Rumpf- und Kopfteil des zentralen Achsenstranges unterscheiden, Bildungen, die bei beiden erstgenannten Fischen später auftreten.

Bei halber Dotterumwachsung zeigen Querschnitte des Gangfischembryonalschildes, die etwa einem Stadium unserer Fig. 3 entsprechen, Bilder, wie wir sie schon oben für die Äsche bei ein Viertel Umwachsung geschildert haben (Fig. 22), d. h. aus der gemeinsamen Zellmasse hat sich das Sinnesblatt abgespalten.

Die Äsche ist zur gleichen Umwachsungsperiode bereits viel weiter entwickelt. Wir sahen früher, daß ihre Oberflächenbilder zu dieser Zeit etwa zwischen Fig. 5 und 6 von Kopsch standen. Die Untersuchung von Schnitten durch den in Fig. 12b abgebildeten Embryonalschild lehrt uns nun, daß wir hier eine Entwicklungsstufe vor uns haben, die etwa den Figuren VII von Öllacher entspricht, ein Befund, der auch ganz gut mit unseren makroskopischen Untersuchungen übereinstimmt. Die drei primären Keimblätter sind jetzt überall deutlich zu erkennen; in den hinteren Körperabschnitten auch schon die Anlage der Chorda (Fig. 24a), während sie weiter vorne (Fig. 24b) noch nicht zu sehen ist.

Fig. 7 von Kopsch, die wir früher zum Vergleiche herbeizogen, entspricht in ihrer inneren Differenzierung den Figuren VIII von Öllacher, zeigt sich also, wie es auch zu erwarten war, als weiter fortgeschritten wie Gangfisch und Äsche. Besonders das Mesoderm hat sich weiter entwickelt, indem es am Kopfe verschiedene Abschnitte erkennen läßt, z. B. die Kopfplatten und

Digitized by Google

Peritonealplatten etc., ferner hat sich die erste Anlage des Ohres differenziert.

Wir sagten schon früher, daß die Oberflächenbilder des Gangfischembryonalschildes bei drei Viertel Umwachsung ziemlich stark variierten. Das Gleiche gilt nun auch für die innere Differenzierung, so ergab z. B. eine Schnittserie Bilder, die etwa nur den Figuren V von Öllacher entsprachen (Fig. 23), bei denen also erst die Bildung der drei primären Keimblätter stattgefunden hatte, während eine andere Serie der Entwicklung der Äsche bei halber Umwachsung (Fig. 24a und 24b) entsprach.

Auch die makroskopischen Bilder der Äsche zeigten ziemliche Abweichungen voneinander. Unsere Fig. 13b gleicht z. B. der Fig. 6 von Kopsch ziemlich genau, während andere viel näher an Fig. 7 herankommen. In bezug auf innere Differenzierung ist auch unsere in Fig. 13 abgebildete Embryonalanlage schon weiter vorgeschritten wie Fig. 6 von Kopsch. Sie entspricht schon den Figuren VIII von Öllacher, die wir soeben als charakteristisch für die Forelle bei halber Umwachsung kennen gelernt haben. Unsere Fig. 25 gibt einen Schnitt dieses Stadiums wieder.

Was endlich den mikroskopischen Bau des Forellenkeimes bei drei Viertel der Umwachsung anbelangt, so verweisen wir zum Studium seines mikroskopischen Baues auf die Figuren XI von Öllacher.

Sowohl der makroskopische wie auch der mikroskopische Vergleich der Entwicklung der Eier von Gangfisch, Äsche und Forelle lehrt uns verschiedene bemerkenswerte Unterschiede kennen. Das Grundprinzip der Entwicklung, besonders die Ausbildung der Oberflächenbilder und die mikroskopische Differenzierung des Embryonalschildes scheint allerdings bei allen drei Fischen dasselbe zu sein, und diese Übereinstimmung war ja auch nur zu erwarten, wenn man bedenkt, daß alle drei Tiere zur gleichen Familie, den Salmoniden, gehören.

Sehr interessant aber sind die zeitlichen und räumlichen Unterschiede in der Entwicklung. So ist z. B. das Alter bei Verschluß des Dotterloches sehr verschieden. Hier ist ja nun die Temperatur, bei welcher sich die betreffenden Eier entwickeln, von großer Bedeutung; allgemein aber wird man doch sicher sagen können, daß von allen drei untersuchten Fischen der Gangfisch am längsten zu seiner Entwicklung braucht; bei einer Durch-

Digitized by Google

schnittstemperatur von + 7° C erfolgt der Schluß des Dotterloches etwa bei 225 bis 230 Stunden.

Bei meinen Äschen betrug die Durchschnittstemperatur etwa 10 bis 11° C, und der Verschluß des Dotterloches erfolgte ungefähr nach 110 bis 115 Stunden.

Die Regenbogenforelle hingegen entwickelt als Sommerlaicher ihre Eier in etwas höheren Temperaturen (bei mir etwa + 15° C), und trotzdem erfolgte der Verschluß des Dotterloches erst nach zirka 135 bis 140 Stunden. In Bezug auf die Umwachsungsdauer steht also die Forelle, obgleich sie von allen drei Fischen bei ihrer Entwicklung die höchste Außentemperatur zur Verfügung hat, in der Mitte. Wir wollen nun sehen, ob sich die Eier in Bezug auf ihre Entwicklung ähnlich verhalten.

Aus unseren vorhergehenden Betrachtungen haben wir gesehen, daß dies nicht der Fall ist. In Bezug auf Differenzierung des Embryo und die Gestaltung des Oberflächenbildes steht die Forelle in erster Reihe, indem bei ihr sich zuerst ein Embryonalschild anlegt und Oberflächenveränderungen erkennen läßt. (Unter „zuerst" verstehen wir hier: „Schon bei wenig vorgeschrittener Dotterumwachsung.") Am weitesten zurück ist der Gangfisch, indem Oberflächendifferenzierungen erst etwa bei halber Dotterumwachsung auftreten. In der Mitte zwischen beiden steht die Äsche, welche diese Mittelstellung auch bis kurz vor Dotterlochschluß beibehält. In diesem Stadium endlich sind alle drei Fische ungefähr gleichweit entwickelt.

Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen Äsche und Gangfisch bekunden sich auch noch darin, daß beiden das Auftreten der fraglichen Blase gemeinsam ist. Aber auch hier läßt sich ein Unterschied feststellen. Während die Blase beim Gangfische schon sehr früh (etwa bei ein Viertel Dotterumwachsung) zu erkennen ist, erscheint sie bei der Äsche erst später und verschwindet auch früher wieder. Der Forelle scheint eine ähnliche Bildung vollkommen zu fehlen. Wir werden auf die Natur dieser Blase gleich zurückkommen.

Wenn wir nun die Entwicklung der drei im Vorigen behandelten Fische in Verbindung bringen mit der Systematik der Salmoniden, so werden wir finden, daß die hier mitgeteilten Ergebnisse sehr gut mit derselben in Einklang zu bringen sind. Wir können ja die Salmoniden in zwei Gruppen einteilen, 1. in

Digitized by Google

die großmäulig großzähnigen und 2. die kleinmäulig kleinzähnigen. Zu ersteren gehört die Forelle, zu letzteren hingegen Gangfisch und Äsche.

Unser im Vorigen durchgeführter Vergleich hat nun ganz deutlich gezeigt, daß Gangfisch und Äsche sich in ihrer Entwicklung ziemlich nahe stehen, daß z. B. in vielen Punkten der Umwachsung die Äsche dem Gangfisch näher steht als die Forelle. Hingegen finden wir auch wieder, besonders in späteren Umwachsungsstadien, zwischen Äsche und Forelle Anklänge, so daß eine Verwandtschaft auch dieser Formen nicht zu leugnen ist. Wir werden wohl am Sichersten gehen, wenn wir der Äsche in Bezug auf ihre Entwicklung eine Mittelstellung zwischen Gangfisch einerseits und Forelle andererseits einräumen.

Interessant wäre es sicher, einen Grund für die verschiedene Umwachsungsschnelligkeit in Bezug auf die Differenzierung des Embryonalschildes angeben zu können. Daß die Forelle schon so sehr früh, d. h. wenn nur ganz kleine Teile der Dotterkugel umwachsen sind, Oberflächenbilder ihres Embryonalschildes zeigt, während dies beim Gangfische erst viel später eintritt, muß doch sicher einen ganz bestimmten Grund haben.

Ich wage in Folgendem, eine Vermutung zu äußern, die vielleicht dieses verschiedenzeitige Eintreten der Differenzierung erklären könnte.

Vergleichen wir die Masse der ganzen Keimscheibe mit derjenigen der Dotterkugel, so finden wir, daß von allen drei Fischen die Forelle die allerkleinste Keimscheibe bei größter Dotterkugel besitzt; das andere Extrem nimmt das Gangfischei ein, während die Äsche zwischen beiden steht.

Ich habe nun von allen drei Eiarten in einem Stadium, auf welchem die Furchung vollendet war, das Verhältnis der Volumina der Keimscheibe zur Dotterkugel ungefähr berechnet und bin zu folgenden Resultaten gekommen. Es verhält sich der Rauminhalt der Keimscheibe (i) zum Rauminhalt der Dotterkugel (J)

bei der Forelle: $i : J = 1 : 170$;
bei der Äsche: $i : J = 1 : 16{,}2$;
beim Gangfisch: $i : J = 1 : 9{,}6$.

Also auch in diesen Verhältniszahlen ist die gewohnte Reihenfolge eingehalten, daß die Äsche zwischen Gangfisch und Forelle steht. Deutlich ist ferner aber auch zu erkennen, daß die Äsche

Digitized by Google

dem Gangfisch viel näher steht als der Forelle, eine Tatsache, die ja auch schon durch unsere früheren Untersuchungen öfters bestätigt werden konnte.

Ich erkläre mir nun die verschieden schnelle Differenzierung des Embryonalschildes folgendermaßen.

Die sehr kleine Keimscheibe der Forelle wird sich auf der großen Dotterkugel sehr bald abgeflacht und ausgebreitet haben. Jedoch ist die Keimscheibe so klein, daß sie auch nach der Abflachung nur ein ganz minimales Stück der Dotterkugel bedecken kann. Ist die Abflachung nun bis zu einem gewissen Punkte gediehen, so beginnt auch schon die Differenzierung im Embryonalschilde.

Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Gangfische. Hier ist die Keimscheibe im Verhältnisse zur Dotterkugel sehr groß und massig, und sie muß schon eine große Fläche derselben bedecken, bis eine genügende Abflachung erreicht ist; erst dann tritt die Differenzierung im Embryonalschilde ein.

Bei der Äsche, deren Keimscheibe im Verhältnisse zur Dotterkugel etwas kleiner ist wie beim Gangfische, kann daher die Oberflächendifferenzierung und innere Ausbildung auch etwas früher, d. h. bei weniger weit gediehener Dotterumwachsung eintreten.

D. Die am Gangfisch- und Äschenei auftretende Blase.

Schon wiederholt haben wir in den voraufgehenden Besprechungen der Umwachsungsvorgänge bei Gangfisch und Äsche auf ein blasenartiges Gebilde hingewiesen, das zu bestimmten Zeiten an beiden Eiarten ganz konstant auftritt, ohne uns aber bisher mit der eigentlichen Natur dieser Blase zu beschäftigen.

Der erste und bis jetzt meines Wissens auch der Einzige, der ein analoges Gebilde beschrieb, war C. Vogt. Aus seinen Angaben wie auch aus seinen Zeichnungen läßt sich klar ersehen, daß wir es mit einer gleichen Bildung zu tun haben wie beim Ei der von mir untersuchten Fische. Vogts Angaben beziehen sich auf Coregoneneier aus dem Neuenburger See. Herr Hofrat Nüßlin hatte die Freundlichkeit, mir mitzuteilen, daß er auch bei *Coregonus fera* und *wartmanni* das gleiche Gebilde beobachtet hat. Ich glaube daher bestimmt, daß Untersuchungen an den

Digitized by Google

Eiern noch weiterer Felchenarten auch das Vorhandensein der Blase bestätigen würden, und daß diese ein den Coregoneneiern charakteristisches Merkmal ist.

Fig. 2 und Fig. 13a zeigen sowohl am Gangfisch- wie auch am Äscheneie deutlich das fragliche Gebilde; beide Zeichnungen sind nach konservierten Eiern angefertigt; Fig. 17 hingegen zeigt die Blase am lebenden Ei.

Aus allen Figuren erkennen wir deutlich, daß wir es mit einer Anlage zu tun haben, die auf der entgegengesetzten Seite der Dotterkugel liegt wie der Embryonalschild und zwar zwischen Randwulst und Eipol. Wir bemerken ferner, daß ihr Boden, der vom Dotter gebildet wird, wie eingedrückt erscheint, woraus wir wohl schließen dürfen, daß innerhalb der Blase ein gewisser Druck herrschen muß. Diese Annahme wird noch gestärkt, wenn wir erfahren, daß sich bei sehr vielen Eiern das ganze Gebilde sehr stark von der Oberfläche abhebt.

Durch zahlreiche Schnitte und eingehende Untersuchungen bin ich nun zu der Überzeugung gelangt, daß die genannte Blase nichts anderes ist als die an der betreffenden Stelle stark erweiterte Keimhöhle.

Ein Blick auf die Figuren 18 und 19 dürfte die Richtigkeit dieser Annahme wohl ohne weiteres beweisen. Beide Figuren geben genau die gleichen Bilder, wie sie viele andere Autoren auch schon veröffentlicht haben, z. B. Öllacher, Samassa etc, mit dem einzigen Unterschiede, daß bei Gangfisch und Äsche der Rauminhalt der Keimhöhle ein bedeutend größerer ist, und daß sich bei ihnen das Dach stärker vorwölbt. Fig. 18 stellt einen Längsschnitt durch die Mitte des Embryonalschildes dar, Fig. 19 einen dazu senkrechten Schnitt vor dem Embryonalschilde; die Verdickung zu beiden Seiten ist der Randwulst.

Der weite Raum unter der dünnen Decke ist die Blase; dieselbe erscheint auf den Schnitten deshalb nicht bedeutend groß, weil sich der den Boden bildende Dotter beim Einbetten etwas in Falten gelegt hat.

An ein Kunstprodukt, hervorgebracht durch die Fixierung kann aus mehreren Gründen nicht gedacht werden. 1. Sind die Zellgrenzen an der Unterseite der Deckschicht so glatt und eben, wie sie nicht sein könnten, wenn sie sich künstlich von dem darunter liegenden Dotter getrennt hätten (dies ist z. B. bei

Digitized by Google

beiden Figuren unter dem Embryonalschild und dem Randwulste geschehen, und hier können wir auch deutlich an dem zackigen Rande die künstliche Lösung erkennen). 2. Aber konnte ich bei dem klaren und durchsichtigen Gangfischei die Fixierung mit der Lupe direkt überwachen. Zu diesem Zwecke wurden die Eier (unter ihnen auch das der Fig. 17 zu Grunde liegende) lebend genau gezeichnet und dann in die Fixierungsflüssigkeit gebracht und zwar in einen horizontal liegenden Glaszylinder, in welchem die Eier vermittels der Lupe genau betrachtet werden konnten. Die Blase wurde nun während der ganzen Dauer der Fixierung genau beobachtet, und es zeigte sich deutlich, daß sie dabei nicht verändert wurde.

Wie schon erwähnt stimmen Fig. 18 und 19 genau mit Figuren früherer Autoren überein mit der einzigen Ausnahme, daß die Höhlung ein größeres Volumen einnimmt. Die Decke besteht auch nur aus zwei Lagen von Zellen, einer solchen von ganz flachen Epithelzellen und einer darunter liegenden aus etwas höheren kubischen Zellen; diese Schicht geht allmählich in den Embryonalschild und Randwulst über. Wenn wir also z. B. bei der Forelle die Keimhöhle etwas erweitern würden, so erhielten wir das gleiche Gebilde wie bei Gangfisch und Äsche.

Der Inhalt dieser Blase nun läßt sich noch nicht ganz sicher bestimmen. Nur eines kann ich ganz bestimmt behaupten, nämlich daß sie sicher kein Fett enthält; dieses hätte sich sonst bei Osminsäurebehandlung schwärzen oder mit Sudan III leuchtend rot färben müssen; keines von beiden trat aber ein. Es scheint mir am wahrscheinlichsten, daß der Inhalt aus klarer, seröser Flüssigkeit besteht. Auch an eine Gasblase habe ich gedacht, jedoch müßte sie dann bei auffallendem oder durchscheinendem Lichte doch anders aussehen, als es am lebenden Ei der Fall ist. Auch Vogt nahm schon früher an, daß ihr Inhalt eine farblose Flüssigkeit sei.

Was nun den Zweck der Blase anbelangt, so stehen wir hier wieder einem großen Rätsel gegenüber. Wäre ihr Inhalt Fett oder ein Gas, so könnten wir an einen hydrostatischen Apparat denken; nun ist es aber sehr unwahrscheinlich, daß sie diesen Inhalt hat; ferner müßte ja auch als hydrostatischer Apparat die Blase immer ganz am oberen Pole liegen, was sie nur in den seltensten Fällen tut. Mir scheint die Annahme die

Digitized by Google

meiste Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, daß sie als Aufspeicherungsort von Enkretionsprodukten aufzufassen sei; allerdings tritt dann sofort die Frage auf, warum dann bei andern Fischen kein solches Gebilde existiere.

Interessant ist es noch, zu vernehmen, daß auch noch nach Verschluß des Dotterloches beim Gangfische manchmal eine solche Blase zu sehen ist, und zwar in sehr hohem Maße (Fig. 20).

Kurz zusammenfassend können wir also folgendes als positiv annehmen. Bei Gangfisch und auch in etwas geringerem Maße bei der Äsche erweitert sich die Keimhöhle infolge eines in derselben stattfindenden Druckes (die Ursache dazu ist hier gleichgiltig) ganz beträchtlich, wölbt ihre Decke stark vor und drückt den Dotter ziemlich tief ein. Diese stark erweiterte Keimhöhle ist die schon von C. Vogt erwähnte „Blase" des Coregoneneies. Dieselbe tritt ganz konstant auf; beim Gangfisch etwa bei ein Viertel der Dotterumwachsung, bei der Äsche etwas später.

Zusammenstellung der Resultate.

1. Der Vergleich der Vorgänge bei der Dotterumwachsung der Eier von Gangfisch, Äsche und Forelle hat uns gelehrt, daß das Prinzip der Entwicklung bei allen drei Fischen das gleiche ist, daß aber die Anlage des Embryo im Embryonalschilde zu ganz verschiedenen Zeiten der Umwachsung erfolgt. Am frühesten geschieht dies bei der Forelle, am spätesten beim Gangfisch; die Äsche nimmt eine Mittelstellung ein, lehnt sich aber im großen und ganzen mehr an den Gangfisch an.

2. Zur Zeit des Dotterlochverschlusses haben die Keime aller drei Fische ungefähr die gleich hohe Ausbildung erreicht.

3. Die unter 1 angeführten Tatsachen, die sich besonders auf Beurteilung der Oberflächenbilder des Embryonalschildes aufbauen, werden durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt.

4. Die Ursache der Differenzierung des Embryonalschildes zu verschiedenen Zeiten der Dotterumwachsung scheint mit dem Verhältnisse der Masse der Keimscheibe zu derjenigen der Dotterkugel im Zusammenhang zu stehen.

5. Sowohl an den Eiern des Gangfisches wie auch an denen der Äsche tritt konstant eine von C. Vogt zuerst am Ei von *Coregonus palaea* beschriebene Blase auf, welche sich nach Nüß-

Digitized by Google

lins Untersuchungen auch bei Eiern von *C. fera* und *wartmanni* findet und überhaupt für alle Coregoneneier charakteristisch zu sein scheint.

Diese Blase ist die durch einen inneren Druck stark erweiterte Keimhöhle.

Literaturverzeichnis.

1. Behrens, G. Die Reifung und Befruchtung des Forelleneies. Dissertation. Wiesbaden 1898.
2. Haeckel, E. Biologische Studien. 1875.
3. His, W. Notizen über das Ei und über die Entwicklung von Salmoniden. Internat. Fischereiausstellung in Berlin 1880 (Schweiz).
4. Kopsch, Fr. Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. (Anat. Anzeiger Ergänzungsh. zum XII. Bd. 1896.)
5. — Oberflächenbilder des sich entwickelnden Forellenkeims. (Verhandl. der Anatom. Gesellsch 1894)
6. — Die Entwicklung der äußeren Form des Forellenembryo. (Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. LI 1898.)
7. Kuppfer, C. v. Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. (Max Schultzes Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. IV. 1868.)
8. Öllacher, J. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische, nach Beobachtungen am Bachforellenei (Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXII. 4. Heft. 1872.)
9. Samassa, P. Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. (Rouxs Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. III. 1896.)
10. Schmidt, F. Über die Gastrulation der Doppelbildungen der Forelle mit besonderer Berücksichtigung der Konkreszenztheorie. (Verhandl. der deutsch. zoolog. Gesellsch 1902.)
11. Vogt, C. Embryologie des Salmones. In: Histoire naturelle des Poissons d'eau douce de l'Europe centrale. par L. Agassiz. Neuchâtel 1842.
12. Ziegler, E. Die embryonale Entwicklung von Salmo salar. Dissertation. Freiburg i B. 1882.

Einige Angaben über die Literatur der Gangfischfrage.

13. Fatio, V. „Corégones de la Suisse." 1885.
14. — „Faune des vertébrés de la Suisse". Vol. V. Histoire naturelle des Poissons. II. Part. 1890.
15. Klunzinger, Prof. Dr. C. B. „Über die Felchenarten des Bodensees. Württemb. naturw. Jahreshefte." 1884.
16. — „Die Fische des Bodensees" 1892.

Digitized by Google

17. Klunzinger, Prof. Dr. C. B. „Über Zwergrassen bei Fischen und bei Felchen insbesondere." Jahreshefte d. Vereins f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg. Jahrg. 1900, Bd. 56.
18. Nüsslin, Prof. Dr. O. „Beiträge zur Kenntnis der Coregonusarten des Bodensees". Zool. Anz. 1882.
19. — „Über das Wesen der Spezies bei den nordalpinen Coregonen." Naturforscherversammlung in Freiburg i. B. 1884.
20. — „Über Unterschiede bei den Eiern der Coregonenarten." Allgem. Fischereizeitung. 1891. No. 4.
21. — „Zur Gangfischfrage." Allgem. Fischereizeitung. 1901. No. 12 u. 13.

Figurenerklärung.

Fig. 1 bis 6. Verschiedene Umwachsungsstadien des Gangfisches.
Fig. 1. Gangfischei wenig mehr als halb umwachsen. Hufeisenförmiges Oberflächenbild.
„ 2. Dasselbe von der Seite gesehen.
„ 3. Gangfischei halbumwachsen. Oberflächenrelief noch nicht zu unterscheiden.
„ 4. Gangfischei drei Viertel umwachsen.
„ 5. Gangfischei bei Beginn des Dotterlochschlusses.
„ 6. Gangfischembryo. Verschluß des Dotterloches.
Fig. 7 bis 15 Verschiedene Umwachsungsstadien des Äscheneies.
„ 7 und 8. Keimscheibe, acht Zellen zeigend.
Fig. 9a. Keimscheibe aus vier Zellen bestehend. Die beiden äußeren Zellen sind in Teilung begriffen.
„ 9b. Dieselbe von der Seite gesehen.
„ 10a. Äschenei ein Viertel umwachsen.
„ 10b. Dasselbe von der Seite gesehen.
„ 11. Äschenei etwa ein Drittel umwachsen.
„ 12a Äschenei halb umwachsen
„ 12b. Der Embryonalschild von Fig. 12a von oben gesehen.
„ 13a. Äschenei drei Viertel umwachsen (Seitenansicht).
„ 13b. Dasselbe von der Fläche gesehen.
„ 14a. Äschenei zu Beginn des Dotterlochverschlusses (Seitenansicht).
„ 14b. Dasselbe von der Fläche gesehen.
„ 15a Äschenei bei Dotterlochschluß (Flächenansicht).
„ 15b. Hinteres Ende des Embryo von Fig. 15a.
„ 16. Gangfischei ein Viertel umwachsen.
„ 17. Gangfischei etwas mehr als halb umwachsen, nach dem lebenden Ei gez. zur Demonstration der Blase.
„ 18. Sagittalschnitt durch die Mitte einer 184 Stunden alten Gangfischembryonalanlage Die Blase (Keimhöhle) längs geschnitten.
„ 19. Eine 187 Stunden alte Gangfischembryonalanlage quer gegeschnitten Der Schnitt geht durch die Blase, vor dem Embryonalschilde. Rechts und links Querschnitte des Umwachsungsrandes

Digitized by Google

Fig. 20. Die Blase an einem Gangfischei nach Verschluß des Dotterloches. Nach einem lebenden Ei gezeichnet.

„ 21. Querschnitt durch den Embryonalschild eines Gangfisches bei ein Viertel Umwachsung.

„ 22. Querschnitt durch die Mitte des Embryonalschildes vom Gangfisch bei halber Umwachsung.

„ 23. Dasselbe bei drei Viertel Umwachsung.

„ 24a. Querschnitt durch den Rumpfteil des Embryonalschildes einer Äsche bei halber Umwachsung.

„ 24b. Schnitt durch den Kopfteil desselben Stadiums.

„ 25. Schnitt durch den Kopfteil eines Embryonalschildes der Äsche bei drei Viertel Umwachsung.

Digitized by Google

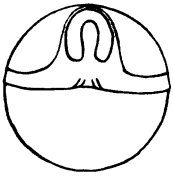


Fig. 1.

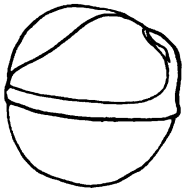


Fig. 2.

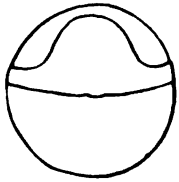


Fig. 3.

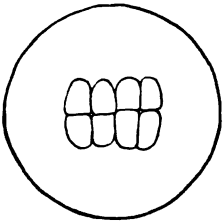


Fig. 7.

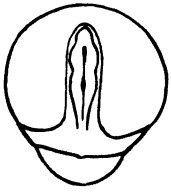


Fig. 4.

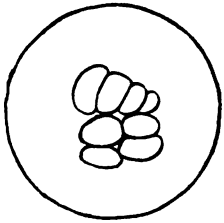


Fig. 8.

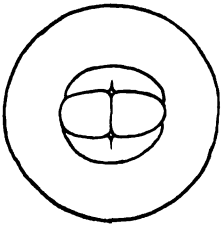


Fig. 9 a.

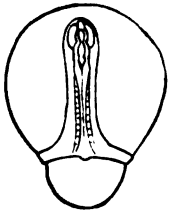


Fig. 5.

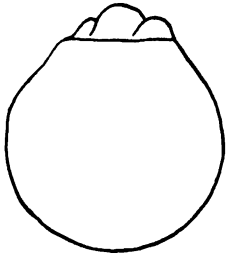


Fig. 9 b.

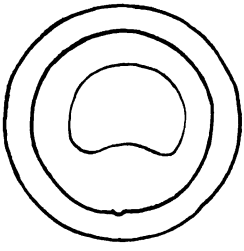


Fig. 10 a.

Fig. 6.

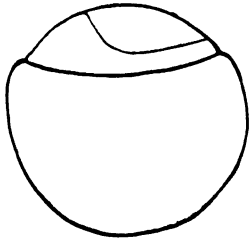


Fig 10 b.

Digitized by Google

Digitized by Google

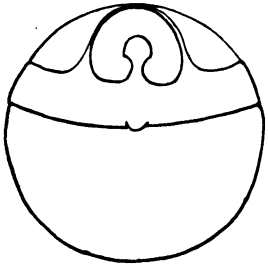


Fig. 11.

Fig. 12 b.

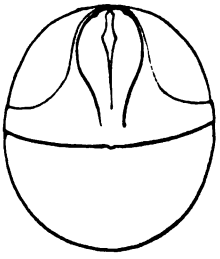


Fig. 12 a.

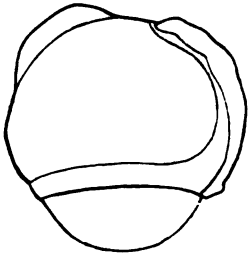


Fig. 13 a.

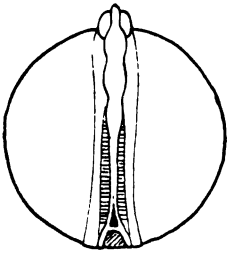


Fig. 14 b.

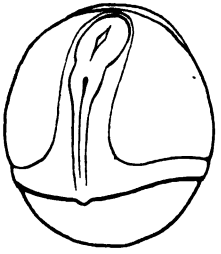


Fig. 13 b.

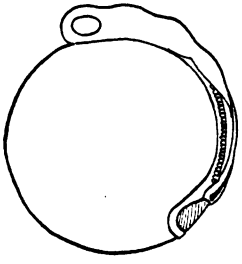


Fig. 14 a.

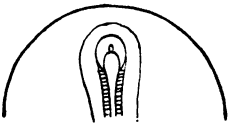


Fig. 15 b.

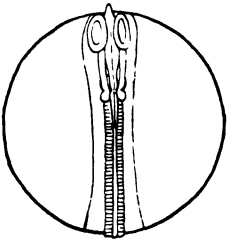


Fig. 15 a.

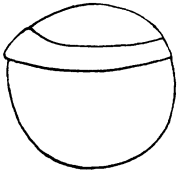


Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 20.

Digitized by Google

Digitized by Google

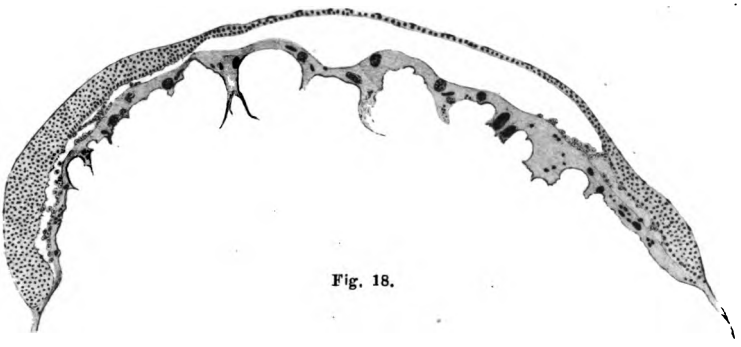


Fig. 18.

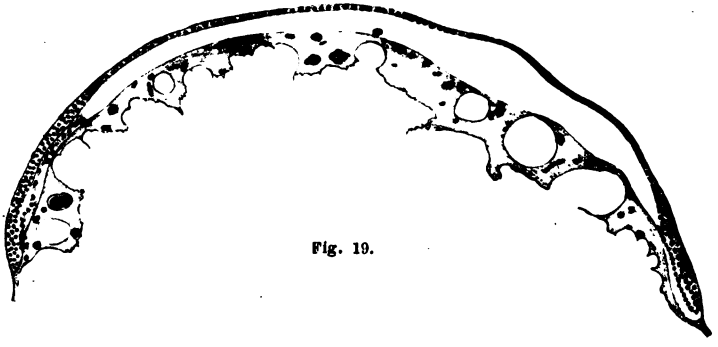


Fig. 19.

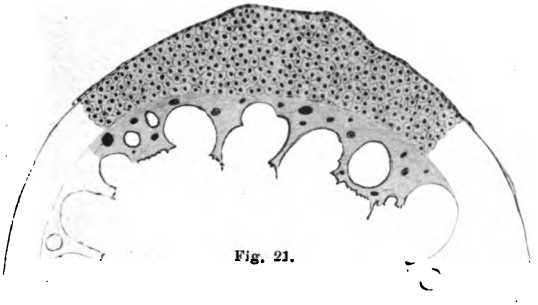


Fig. 21.

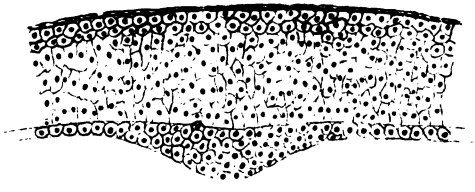


Fig. 22.

Digitized by Google

Digitized by Google

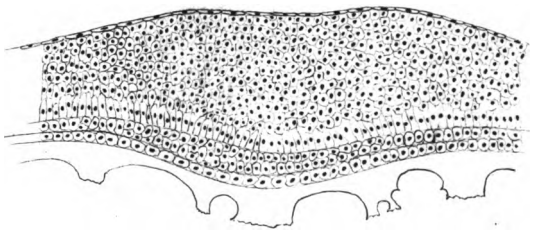


Fig. 23.

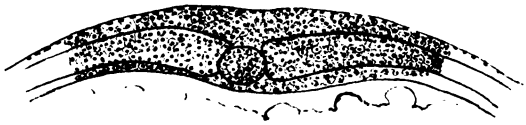


Fig. 24 a.

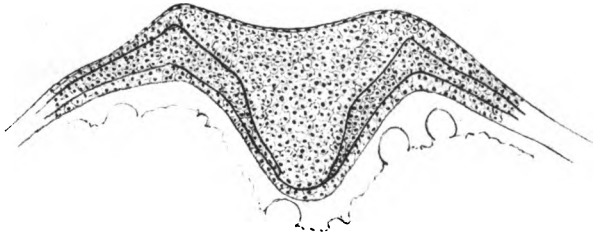


Fig. 24 b.

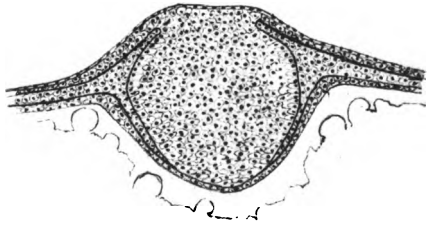


Fig. 25.

U of M

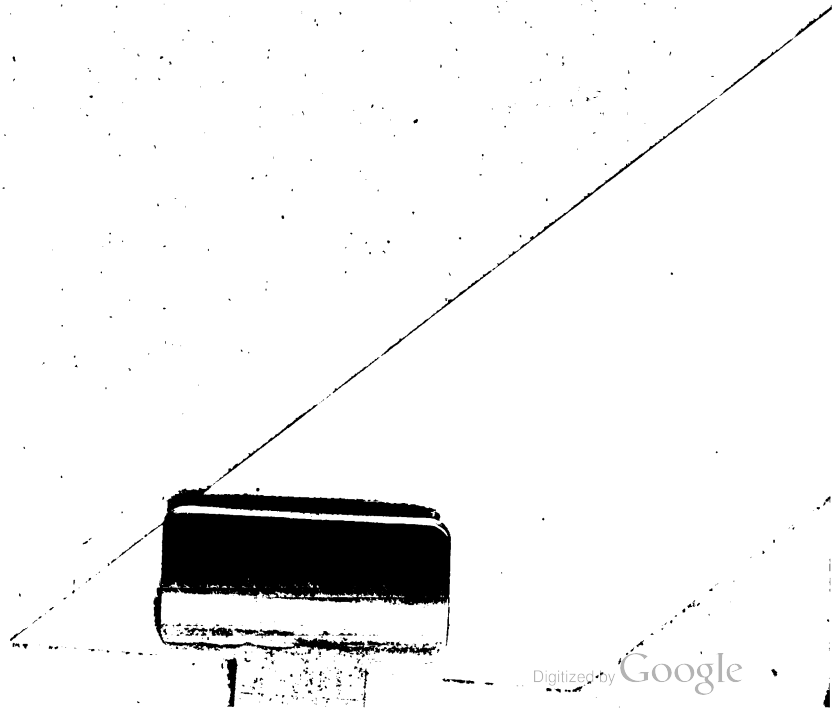
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

UNIVERSITY OF MICHIGAN
3 9015 06970 2176
DEC 24 1913



Digitized by Google

Digitized by Google